Varför fackelblomster i porsbuskar undgår skalbaggsangrepp?

PETER HAMBÄCK

Hambäck, P.: Varför fackelblomster i porsbuskar undgår skalbaggsangrepp? [**Why purple loosestrife in sweet gale shrubs are less attacked by herbivorous beetles?**] – Entomologisk Tidskrift 125 (3): 93-102. Uppsala, Sweden 2004. ISSN 0013-886x.

Damage by insect herbivores on plants often show large spatial variability and two explanations underlying this pattern is habitat complexity and the presence of natural enemies. This paper summarises research on why purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) is less attacked by two leaf beetles (*Galerucella calmariensis* and *G. pusilla*) when growing in thickets of sweet gale (*Myrica gale*). Through a combination of field and laboratory experiments, we showed that the most likely mechanism is that shrubs provides a physical interference with the host finding process in the leaf beetles. The evidence is that; (a) the pattern of reduced herbivory also occurs on potted plants showing that sweet gale does not change the chemistry of purple loosestrife in such a way that this deters leaf beetles, (b) there are not more predators inside the shrubs showing that increased mortality could not have caused the reduced herbivory, and (c) there is no attraction by the leaf beetles to host plant odor showing that olfactory repellency or masking could not have caused the reduced herbivory. The most likely explanation is instead that the leaf beetles locate their host plants through a combination of random flight behaviour and tasting. This creates a difference in the immigration to plants in and outside shrubs that is then enhanced through attraction to already damaged plants. The distribution of attack by the leaf beetles have consequences for other insects, as the flower-feeding weevil *Nanophyes marmoratus* was more abundant inside shrubs while predatory lady-bird beetles were more abundant outside shrubs. The mechanism in the first case is that the reduced damage on flowers inside shrubs, due to less attack by the leaf beetles, provide a profitable resource for the weevil. The mechanism in the second case is that lady-bird beetles consume leaf beetle larvae and eggs.

Peter Hambäck, Botaniska Institutionen, Stockholms Universitet, SE-106 91 Stockholm (epost: peter.hamback@botan.su.se)

Inledning

När man studerar växtätande insekter och deras relation till sina värdväxter slås man snart av den stora variationen i insekters antal mellan olika växtindivider och därmed också variationen i insekternas effekt på växten. Vissa växtindivider kan vara helt fria från angrepp medan andra individer är mycket kraftigt angripna, vilket inte minst är uppenbart för både professionella odlare och koloniodlare. När vi studerade hur skadegraden varierar mellan fackelblomsterplantor (*Lythrum salicaria*) upptäckte vi att plantor som står inne i porsbuskar ofta var helt fria från angrepp av bladbaggar (*Galerucella calmariensis*) medan fristående plantor, som stod någon meter ifrån, var mycket kraftigt angripna. På samma plantor var angreppet från en annan art, viveln *Nanophyes marmoratus*, helt motsatt, med högre angrepp på plantor inne i porsen. Det gjorde att vi började fundera på varför den omgivande vegetationen påverkar antalet växtätande insekter, och varför effekten verkar variera beroende på vilken in-



*Figur 1. Fackelblomster (**Lythrum salicaria**) på en typisk kustlokal i Västerbotten. Foto: Peter Hambäck.*

*Purple loosestrife (**Lythrum salicaria**) at a typical coastal locality in the county Västerbotten, Sweden.*

sektsart som står för skadan.

I den ekologiska diskussionen har åsiktsskillnaderna ofta varit stora om skillnader i näringstillgång eller i rovdjursnärvaro är den huvudsakliga orsaken till variationen i antalet växtätande insekter och deras effekt på växter. Som ofta så finns troligen ’sanningen’ någonstans mittimellan. Det finns åtskilliga exempel där rovlevande insekter minskar tätheten av en växtätande insekt, framför allt inom olika odlingssystem. Inom biologisk bekämpning introduceras rovdjur, parasitära steklar eller bakterier för att bekämpa skadeinsekter och därigenom minska skadorna på en viss växt. Från naturliga system finns färre exempel, men mycket tyder på att rovdjur kan ha en ganska stor betydelse också i dessa system (Schmitz m. fl. 2000). På samma sätt finns det åtskilliga exempel på att egenskaper hos växten eller mikrohabitatet medför att växtätande insekter har mer eller mindre svårt att utnyttja värdväxten. Ett exempel är när skillnader i näringstillgång medför en förändrad smaklighet hos växten vilket gör den mindre, eller mer, smaklig för den växtätande insekten. Ett annat exempel är när en komplex miljö, med riklig vegetation, medför svårigheter för insekterna att utnyttja sina resurser. Det kan bero på att insekterna inte hittar värdväxten, men det finns också andra exempel på hur den omgivande vegetationen kan påverka interaktionen mellan insekt och värdväxt.

I den här artikeln kommer jag att beskriva hur såväl den komplexa miljön som olika rovlevande insekter påverkar antalet insekter på fackelblomster, och vilka konsekvenser det får för växten. Dessutom kommer jag att beröra hur de olika insekterna interagerar med varandra genom sina effekter på den gemensamma resursen fackelblomster.

Arterna

Värdväxten

Fackelblomstret är en perenn växt som växer i allehanda fuktiga miljöer. Framför allt är den vanlig i näringsrika sjöar och längs havstränder (Fig. 1). I södra Sverige (söder om Limes norrlandicus) finns arten i såväl inlandet som längs kusten, medan den längre norrut så gott som enbart förekommer längs bottenhavs- och bottenvikskusten. Jag har studerat fackelblomstret och dess insekter i havstrandsmiljöer på ett 40-tal lokaler från Upplandskusten och norrut till Torneälv, och följande diskussion berör därför framför allt dessa områden. I dessa områden förekommer fackelblomstret dels i klippskrevor och dels på flacka stränder som regelbundet störs av isskrapning. På flacka, men ostörda, stränder försvinner den ofta till förmån för bladvass. Det som man framför allt lägger märke till hos fackelblomstret är den kraftiga rödfärgade blomställningen, även om blomningen helt kan utebli vid kraftiga insektsangrepp (Fig. 2).

Insekterna

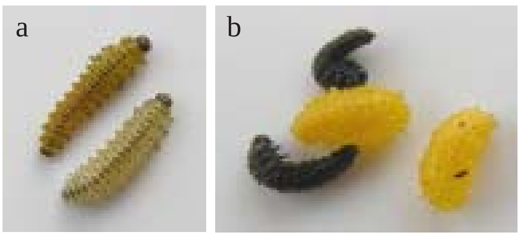
Fackelblomster angrips huvudsakligen av tre insektsarter, två bladbaggar (*Galerucella calmariensis* L. [Fig. 2] och *G. pusilla* Duft) och en vivel (*Nanophyes marmoratus* Goeze). Alla tre arterna är helt specialiserade på fackelblomster, där de två *Galerucella*-arterna äter av alla ovan-



*Figur 2. Stora angrepp av **Galerucella calmariensis** på fackelblomster (vänster) kan medföra fullständigt kalätna värdväxtindivider (höger). Foto: Peter Hambäck*

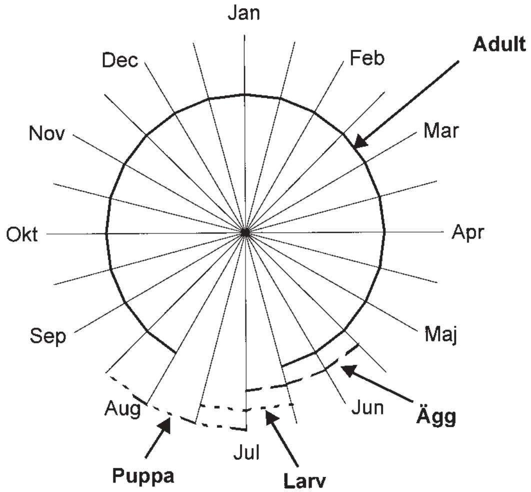
*Large attacks by **Galerucella calmariensis** on purple loosestrife (left) may cause complete removal of photosynthetic tissue on plant individuals (right).*

jordiska delar medan *Nanophyes marmoratus* huvudsakligen angriper blommor. De två *Galerucella*-arterna kan vara relativt svåra att skilja åt i fält, åtminstone fullbildade skalbaggar, och karaktärerna är sammanfattade i Tabell 1. Båda arterna är som fullbildade skalbaggar 4-6 mm och ljusbruna. Det finns vissa färgskillnader, där *G. calmariensis* oftast är mörkare, framför allt på halsskölden, men det finns också en stor individuell variation. Dessutom är *G. calmariensis* i genomsnitt en millimeter längre än *G. pusilla*, men det är inte heller en bra artkaraktär. I båda fallen så finns det också skillnader mellan hanar och honor, genom att honor generellt är större och mörkare än hanarna. Det finns ytterligare skillnader som anges i bestämningsböcker, som



*Figur 3. a) Larv hos **Galerucella calmariensis** (vänster) och **G. pusilla** (höger). b) Puppor av **G. calmariensis** som är parasiterade av **Asecodes mento** (svarta) och oparasiterade puppor (gula). Foto: Marcus Brage.*

*a) Larvae of **Galerucella calmariensis** (left) and **G. pusilla** (right). b) Pupae of **G. calmariensis** that are parasitized by **Asecodes mento** (black) and unparasitized pupae (yellow). Photo: Marcus Brage.*



Figur 4. Livscykel hos ***Galerucella calmariensis*** *och* ***G. pusilla****.*

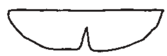
Life cycle in ***Galerucella calmariensis*** *and* ***G. pusilla****.*

formen på åttonde buksegmentet, men dessa är enligt min mening svårbedömda. Det säkraste sättet att skilja fullbildade individer åt är om man hittar parande skalbaggar, eller att man dissikerar skalbaggar, och då får möjlighet att studera kopulationsorganet hos hanarna (ses med handlupp). *Galerucella pusilla* har en bred spetsig penis medan *G. calmariensis* har en smal trubbig dito, som dessutom är svart i spetsen. Det finns också en mycket säker karaktär som inte anges i bestämningslitteraturen, nämligen att larverna är relativt lätta att skilja i fält, framför allt under senare larvstadier. Larven hos *G. calmariensis* är mörkt gul medan larven hos *G. pusilla* är vitgul, i båda fallen med små svarta prickar (Fig. 3a). Motsvarande färgskillnader syns också hos pupporna, men det är svårt att se i fält eftersom pupporna ligger i marken. Av de individer som jag artbestämt på det sättet och sedan verifierat genom dissektion av fullbildade skalbaggar (åtskilliga hundra) har jag ännu inte noterat någon felbestämning. Jag känner dock inte till om det finns rumslig variation i larvfärgen utanför mitt studieområde.

Utbredningsmässigt finns det några skillnader mellan arterna, där *G. pusilla* förekommer upp till Sundsvallstrakten (nordligaste kända lokal är Lörudden [62°14’N]) medan *G. calmariensis* även förekommer i Västerbotten. Däremot förekommer ingendera arten på de nordligaste fackelblomsterlokalerna vid Torneälv. Skillnaderna i utbredning har troligen klimatiska orsaker, eftersom *G. pusilla* dels förekommer senare än *G. calmariensis* på gemensamma lokaler och dels har en långsammare utveckling när den odlas i klimatskåp. Vidare så har oftast *G. calmariensis* betydligt högre tätheter på ge-

Tabell 1. Artskillnader mellan ***Galerucella calmariensis*** *och* ***G. pusilla****.*

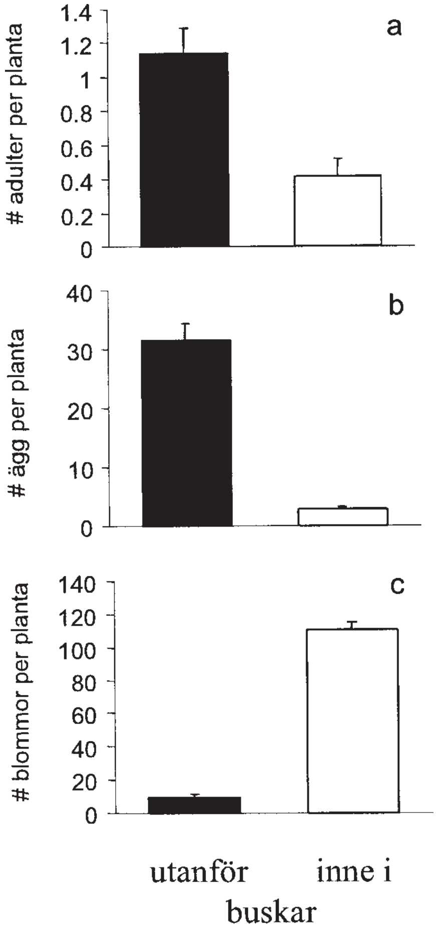
Species characteristics of ***Galerucella calmariensis*** *and* ***G. pusilla***

	G. calmariensis	*G. pusilla*
Storlek	4-6 mm	3-5 mm
Färg	Oftast med mörk mittstrimma på halssköld och mörka band på täckvingarna.	Oftast helt enfärgad
8:e buksegmentet	♀  ♂ 	♀  ♂ 
Hanens penis (spets åt höger)		
Larvfärg (Figur 3a)	Mörkgul	Vitgul

mensamma lokaler. De två arterna har en liknande livshistoria. De övervintrar som fullbildade skalbaggar, lägger ägg på fackelblomster under försommaren (ofta flera hundra ägg per planta), där äggen har 2-3 veckors utvecklingstid, larverna har 3-4 veckors utvecklingstid och pupporna har 2-3 veckors utvecklingstid (Fig. 4). I båda fallen kryper de nykläckta larverna upp i blomknopparna under första veckan för att senare också angripa bladen, och i båda fallen så förpuppas larverna i marken. Den enda hittills observerade skillnaden i livsmönstret verkar vara att *G. calmariensis* förekommer lite tidigare på försommaren, 1-2 veckor tidigare.

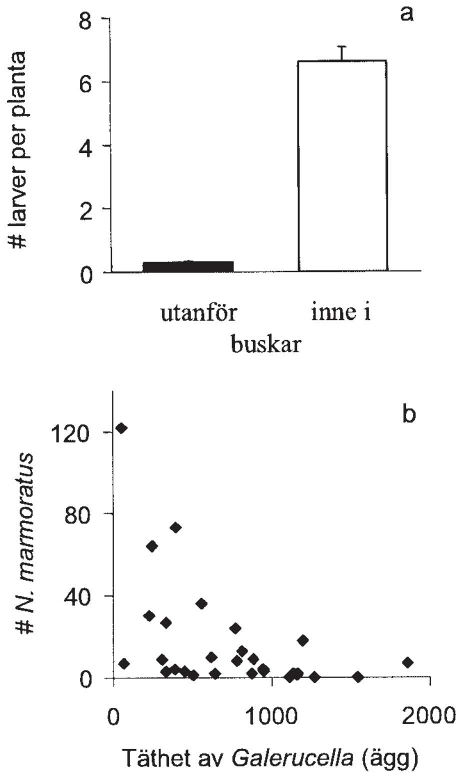
Viveln *Nanophyes marmoratus* är en ganska liten art (2-3 mm) där grundfärgen oftast är svart med ljusa fläckar på täckvingarna. Det verkar dock finnas en ganska stor färgvariation, där vissa individer snarast har en rödbrun grundfärg med ganska ljusa täckvingar. Orsaken till dessa variationer är ännu okänd, men den verkar förekomma i de flesta populationer. *Nanophyes marmoratus* har en liknande livscykel som *Galerucella*-arterna med den skillnaden att larverna bara angriper blommorna på fackelblomstret, vilket också medför att vivlarna kommer fram något senare (från slutet av juni i Uppsalatrakten). Honorna lägger ägg, ett och ett, i blomvecken på små blomknoppar. När larverna kläcks angriper de först ståndare och pistill för att slutligen äta ut hela knoppens innehåll och förpuppa sig i blombottnen. *Nanophyes marmoratus* verkar vara en bättre kolonisatör än *Galerucella*-arterna genom att den förekommer i mer isolerade fackelblomsterlokaler på öar i skärgården.

Förutom ovanstående vanliga arter så angrips fackelblomster mer sällsynt av de två vivelarterna *Hylobius transversovittatus* Goeze och *Nanophyes circumscriptus* Aubé, samt av bladbaggearten *Aphthona lutescens* Gyllenhal. *Hylobius transversovittatus*, som förekommer upp till Gävle-trakten (nordligast kända lokal är Iggön [60°52'N]), skiljer sig från övriga snytbaggearter genom en brunrödaktig kroppsfärg. Dessutom finns den naturligtvis mest i närheten av fackelblomsterplantor, där den har ett liknande levnadssätt som övriga *Hylobius*-arter genom att larverna angriper rötterna. *Nanophyes circumscriptus* är mer sydlig, men jag har noterat stamgaller som troligen härrör från *N. circumscriptus* på fackelblomster vid Harkskär [60°45'N] strax norr om Gävle. Vid det tillfället fann jag dock inga fullbildade skalbaggar.



Figur 5. Förekomst av a) fullbildade ***Galerucella****-individer och b) ägg på fackelblomsterplantor, samt c) blomning per planta, inne i och utanför porsbuskage (medel ± standardfel, data från Hambäck et al. 2000).*

Occurrence of a) adult ***Galerucella****-individuals and b) eggs on purple loosestrife plants, and c) flower number per plant, on plants in and outside thickets of sweet gale (****Myrica gale****) (mean ± standard error, data from Hambäck et al. 2000).*



*Figur 6. Förekomst av **Nanophyes marmoratus** på plantor i och utanför porsbuskage a) medel ± standarderror, data från Hambäck et al. 2003), samt i populationer med varierande täthet av **Galerucella calmariensis** och **G. pusilla** b) Data på populationsnivå är insamlade i 30 populationer från Väddö [60°6'N] i söder till Lörudden [62°14'N] i norr.*

*Occurrence of **Nanophyes marmoratus** on plants in and outside thickets of sweet gale a) mean ± standard error, data from Hambäck et al. 2003), and in relation to the local population density of **Galerucella calmariensis** and **G. pusilla** b) The population data is collected in 30 populations from Väddö [60°6'N] to Lörudden [62°14'N] in Sweden.*

Ekologi

Födosök

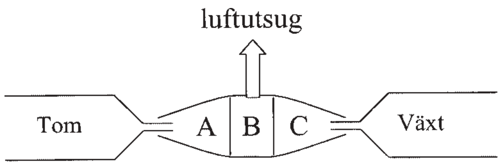
Skillnaden i skadegrad från bladbaggarna på fristående fackelblomsterplantor och plantor i porsbuskage var ofta mycket stor. I extrema fall var antalet ägg och skadegraden på plantorna bara några få procent av den på fristående plantor (Fig. 5), trots att avståndet mellan plantorna bara var några få meter. Däremot var det bara små skillnader för viveln *N. marmoratus*, eller att den till och med var vanligare inne porsbuskage (Fig. 6a). Från växtens perspektiv medförde det en kraftigt reducerad frösättning på fristående plantor jämfört med plantor inne i porsen (Fig. 5). Det verkar alltså som att fackelblomstret blir skyddad av pors. Den typen av mönster är välkänd från odling, där samodling kan leda till lägre skador på en gröda (Andow 1991), men det finns få exempel utanför odlingssystem. I grova drag finns det tre hypoteser som kan förklara en reducerad angreppsgrad på plantor i buskar (Root 1973); (A) att det finns fler naturliga fiender inne i buskar och att det därigenom blir en högre mortalitet på de växtätande insekterna, (B) att busken påverkar någon faktor, till exempel växtkemi, som gör att skalbaggar aktivt undviker plantor som växer inne i porsbuskage, eller (C) att värdväxter i komplexa miljöer är svårare att lokalisera. För att testa dessa hypoteser i fackelblomstersystemet så genomförde vi flera experiment, i både fältmiljö och inne i labbet (för detaljer se Hambäck m. fl. 2000, Hambäck m. fl. 2002).

För att testa rovdjurshypotesen skattade vi inledningsvis antalet naturliga fiender på fackelblomsterplantor inne i och utanför porsbuskage, och kunde då konstatera att det inte fanns någon tendens till högre rovdjurstätheter inne i buskarna. Det var till och med så att en av de viktigaste rovdjuren på bladbaggeägg och larver, nämligen nyckelpigor, var vanligare utanför buskarna. Därmed kunde vi avskriva rovdjurshypotesen.

För att testa hypotesen att bladbaggarna av någon anledning aktivt undviker plantor inne i porsbuskagen så genomförde vi två försök. I det första försöket planterade vi ett antal fackelblomsterindivider i krukor, och dessa placerades sedan parvis inne i och utanför porsbuskage. Logiken bakom det försöket var att om porsplantorna påverkar kemin hos fackelblomsterplantor på ett sådant sätt att de undviks av bladbaggar så borde den effekten försvinna på krukade plantor där rötterna inte har markkontakt. Det fanns skäl att misstänka en sådan påverkan genom att pors är en kvävefixerande buske och därigenom höjer kvävenivåerna i marken. Resultatet från försöket visade dock entydigt att

den reducerade skadegraden på plantor inne i pors kvarstod på krukade plantor. I det andra försöket gjorde vi ett märk-återfångstförsök där vi placerade märkta vuxna bladbaggar på plantor inne i och utanför porsbuskage. Logiken bakom det försöket var att om bladbaggarna ogillar fackelblomsterplantor inne i porsbuskage eller mikroklimatet i porsbuskage så borde de ha en ökad benägenhet att lämna plantor inne i buskagen. Det visade sig dock att bladbaggsindivider av båda könen hade en ungefär lika stor tendens att lämna fristående plantor som fackelblomster inne i porsbuskagen. Därmed kunde vi avskriva hypotesen om att bladbaggarna aktivt undviker plantor i porsbuskage.

Den hypotes som kvarstod, att plantor inne i porsen är mer svårfunna, var svårare att testa i fält. För detta behövde vi först identifiera om bladbaggarna huvudsakligen använder syn, lukt eller känsel för att lokalisera fackelblomsterindivider. Vi valde då att börja med lukten eftersom det var enklast att studera. De mekanismer som kan medföra att plantor är mer svårfunna i porsbuskage är antingen att bladbaggarna helt enkelt skyr porsdoft, vilket inte är orimligt med tanke på att pors används som myggmedel, eller att porsdoften maskerar doften från fackelblomstret. Det senare skulle ju till exempel kunna ske om doftämnena från porsen blockerar luktorganen i antennerna. Responsen till olika doftämnen studerades i en så kallad olfaktometer; en liten arena där man leder in två eller fler lukter och ser vad skalbaggarna väljer (Fig. 7, se också Pettersson m. fl. 1998). I olfaktometerförsöken fick de välja antingen mellan lukt från oskadade fackelblomster och 'ren' luft, eller med olika kombinationer av fackelblomster och pors. Dessa försök visade mycket entydigt att bladbaggarna helt enkelt inte är attraherade till doften av oskadade fackelblomsterplantor, eller att de inte klarar av att identifiera lukten vid låga koncentrationer. De var heller inte påverkade av porsdoft. Därmed kunde vi också avskriva dofthypotesen. Intressant nog visade det sig att viveln *Nanophyes marmoratus* kan identifiera fackelblomsterdoft, och är attraherad till denna, vilket skulle kunna förklara att den inte verkar vara negativt påverkad av porsförekomst (Fig. 6a).



Figur 7. Olfaktometer där man studerar responsen hos skalbaggen till två stimuli (här växt mot ingen växt). Skalbaggen placeras i arenan bestående av området A-B-C, och för fritt röra sig i hela arenan (dock bör det finnas ett nät som hindrar skalbaggen att komma till växten). Sedan noterar man hur stor del av tiden som skalbaggen tillbringar i A, B och C. Notera också att man bör ha ett svagt utsug av luft centralt i olfaktometern för att skapa ett luktflöde från växterna in i arenan.

Olfactometer for studying olfactory responses by beetles to two stimuli (here plant vs. no plant). The beetle is placed in the arena shown by the letters A-B-C, and is allowed to move freely in the arena (note: there should be a small net that precludes the movement of beetles onto the plants). The beetle response is recorded as the time spent in A, B or C. To get a proper response, it is necessary that there is an even air stream from both stimuli and this can be created through a weak suction at the center of the arena.

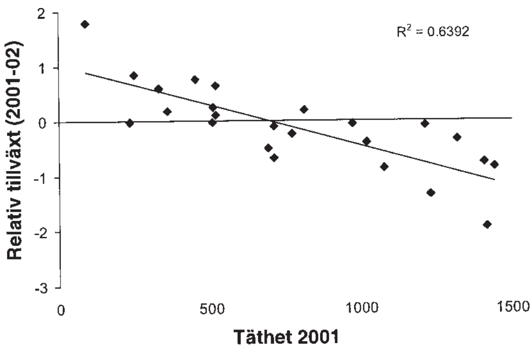
I fältförsök visade det sig också att det inte var något unikt med pors, utan att angreppen även var låga i vide, al, havtorn eller till och med artificiella buskage. Det styrker ytterligare slutsatsen att det inte har att göra med doft. Av de två övriga mekanismerna, syn och känsel, har jag tills vidare avskrivit hypotesen att buskeffekten har att göra med störda synintryck, eftersom synen på många skalbaggar ofta har en alltför dålig upplösning för att särskilja olika växtarter. Den nuvarande hypotesen går ut på att insekterna lokaliserar värdväxten genom mer eller mindre slumpmässigt flygande, parat med smakintryck och aggregation till redan skadade plantor, vilket är ett vanligt beteende bland växtätande insekter. I korthet kan förloppet beskrivas som att skalbaggar flyger omkring slumpmässigt till en början, och sedan smakar på växten där de råkat landa för att utröna om det är rätt art. Lokalisering av värdväxten underlättas troligen av att fjolårsbaggarna övervintrar under den planta där de fullbordade sin larvutveckling, och

att det därmed vanligen finns värdväxter i närheten. Är det rätt växtart (dvs fackelblomster) så inleds parning och äggläggning, men annars flyger baggen vidare. Därigenom kommer baggarna av ren slump att landa oftare på en fristående fackelblomsterplanta jämfört med en plant som står inne i annan vegetation, t.ex. i ett porsbuskage, eftersom de i det senare fallet först måste landa på ett antal porsblad innan de hittar rätt. När de väl lokaliserat värdväxten så blir den skadade plantan en magnet för andra skalbaggsindivider, på grund av att de är kraftigt attraherade till skadade plantor. Därigenom kommer en liten ursprunglig skillnad i antalet skalbaggar i och utanför porsen, på grund av det slumpmässiga flygandet, att kraftigt förstoras.

Naturliga fiender

I fält har jag observerat ett flertal rovdjur och en parasitoid som angriper *Galerucella*-arterna, medan jag i mitt område ännu inte hittat några naturliga fiender som angriper *N. marmoratus*. I andra områden förekommer dock ett flertal parasitoider på *N. marmoratus*. De rovdjur som jag observerat äta *Galerucella*-ägg är framför allt nyckelpigor (*Coccinella hieroglyphica*, *C. quinqempunctata* och *C. septempunctata*), medan rovdjur på larverna återfinns bland flera insektsordningar (larver av ovanstående nyckelpigor, larver av stinksländan *Chrysoperla carnea* samt de två rovskinnbaggarna *Picromerus bidens* och *Zichrona caerulea*). Den parasitoid som angriper *Galerucella*-larverna är *Asecodes mento* Walker (eller *A. lucens* Nees; Hymenoptera: Eulophidae), och den verkar angripa alla *Galerucella*-arter och några andra chrysomelidarter. *Asecodes mento* är en liten art (< 1 mm), men kan ibland ändå upptäckas i fält när den födosöker på fackelblomster. Den är dock lätt igenkänd i puppstadiet eftersom angripna larver inte utvecklas till de normalt gula pupporna utan blir svarta och hårda (Fig.3b). Ur varje skalbaggslarv kan i extrema fall kläckas mer än 10 fullbildade parasitoider.

Av dessa rovdjur verkar det framför allt vara nyckelpigor som påverkar antalet av de två *Galerucella*-arterna, även om parasitoiden också kan tänkas ha en effekt med parasiteringsfrekvenser på upp till 70%. I porsstudien komplicerades resultattolkningen just av det faktum att även nyckelpigor undvek plantor inne i porsen, på samma sätt som bladbaggarna. Om det berodde på frånvaron av ägg och larver inne i porsen eller om det hade någon annan orsak är oklart, men det gav en möjlighet att studera nyckelpigornas effekt. När överlevnaden från ägg till fullvuxen larv jämfördes på plantor med och utan nyckelpigor visade det sig att överlevnaden var nästan fyra gånger högre på plantor utan nyckelpigor, dvs nyckelpigorna äter bladbaggar i mycket stor utsträckning. Det hade dessutom den konsekvensen att bladskadorna på fackelblomstret minskade och att frösättningen ökade, dvs nyckelpigor skyddar indirekt fackelblomster från angrepp. Nu är ju dock nyckelpigor lite variabla i sin förekomst, både i tid och rum, så det är ganska osäkert hur vanlig den positiva effekten av nyckelpigor på fackelblomster egentligen är.



*Figur 8. Relativ tillväxt från 2001-2002 hos **Galerucella calmariensis** och **G. pusilla** (totalt) i förhållande till tätheten 2001 (relativ tillväxt är definierad som log[täthet 2002]-log[täthet 2001]).*

*Relative growth of **Galerucella calmariensis** and **G. pusilla** (total density) during the period 2001-2002 in relation to the density in 2001 (relative growth is defined as log[density 2002]-log[density 2001]).*

Konkurrens

Eftersom bladbaggarna ofta helt kaläter fackelblomsterplantor (Fig. 2) så började jag fundera på hur detta skulle kunna inverka på samverkan mellan arter, dvs om förekomsten av en art påverkar tätheten av en annan art. Tidigt i mina

studier noterade jag två sådana potentiella samverkanseffekter, genom att *G. pusilla* alltid har ganska låga tätheter när *G. calmariensis* är närvarande samt att viveln *Nanophyes marmoratus* framför allt är vanlig där de två *Galerucella*-arterna är ovanliga . Det senare exemplet har noterats på såväl en lokal skala, genom att *N. marmoratus* är vanligare inne i buskage där *Galerucella*-tätheten är låg (Fig. 6a), som på en större skala, mellan populationer (Fig. 6b), och har troligen en ganska enkel förklaring. Eftersom *N. marmoratus* angriper blommorna så kommer de alltid senare på säsongen än bladbaggarna, och eftersom *Galerucella*-angreppen påverkar blomningen hos fackelblomstret ganska kraftigt (Fig. 5c) så är effekten av *Galerucella* på *N. marmoratus* troligen en ren resursfråga. Det visar sig också att om man tar hänsyn till antalet blommor så är *Nanophyes*-tätheten ganska lika med och utan *Galerucella*.

Samverkan mellan de två *Galerucella*-arterna är lite svårare att analysera eftersom de är sammankopplade på flera olika sätt, dels genom resursen (både kvalitet och kvantitet) och dels genom gemensamma naturliga fiender. Båda arterna verkar angripas i lika mån av såväl nyckelpigor som av parasitoider, och det är numera välkänt att naturliga fiender kan påverka den relativa abundansen av två bytesarter (Holt & Lawton 1994, Bonsall & Hassell 1998, Chaneton & Bonsall 2000). Här kommer jag dock enbart att redovisa direkta konkurrenseffekter, eftersom studierna med naturliga fiender inte har hunnit så långt ännu. För att studera konkurrens mellan *G. pusilla* och *G. calmariensis* har jag genomfört såväl laboratorieförsök som fältstudier. En av de första saker jag gjorde var att placera olika antal larver på fackelblomsterindivider i ett kontrollerat experiment, för att studera effekten av larvtäthet på larvutveckling. Det visade sig då att en ökande larvtäthet gav en större puppvikt vilket i sin tur skulle kunna medföra än mer ägg i nästa generation, dvs individerna verkade gynnas snarare än missgynnas av en högre täthet. Den troliga orsaken till den effekten är att en högre larvtäthet medför en högre kvalitet på värdväxten, till exempel genom att försvaret hos växten bryts ned. Liknande effekter är välkända hos en del skadeinsekter i skogen, t.ex. hos barkborrar där en hög angreppsgrad behövs för att bryta trädets försvar (Raffa 2001). Än högre tätheter borde i och för sig medföra att maten tar slut, men det kunde inte observeras inom det täthetsintervall som studerades i den här studien. Det som är lite egendomligt med det noterade resultatet, att ökad täthet också ökar puppvikt, är att om man i stället studerar dynamiken av bladbaggar inom lokaler så verkar det snarare finnas en negativ effekt av förhöjd täthet på populationstillväxten (Fig. 8). Det beror troligen inte på att konkurrensexperimentet hade för låga tätheter, eftersom dessa nogsamt anpassades till de tätheter som noterats i fält, utan det troliga är i stället att de effekter som noterades i experimentet motverkas av någon faktor som inte inkluderades. De hypoteser som jag för närvarande arbetar med är att det antingen beror på naturliga fiender eller på skillnader i äggantal över tiden. I experimentet så placerades alla larver samtidigt på plantorna, medan det normala i naturen är att larvkläckningen är utspridd över flera dagar eller veckor. Det kan helt enkelt vara så att den positiva effekten av täthet är ett korttidsfenomen, men att larver som kläcks något senare inte drar nytta av den effekten. Dessutom är det ju troligt att små larver är mer känsliga för matbrist än stora larver, eftersom de har svårare att lokalisera tillgänglig föda. Om detta är viktigt skulle det kunna förklara varför populationstillväxten är lägre i populationer med hög bladbaggetäthet, eftersom en större andel av larverna då riskerar att komma för sent. Dessutom skulle det kunna förklara varför *G. pusilla*, som kommer senare på säsongen, är ovanligare än *G. calmariensis* genom att larverna av *G. calmariensis* helt enkelt konsumerat stor del av den tillgängliga växtbiomassan innan *G. pusilla*-larverna kläckts. Det som möjligen är underligt med det resonemanget är att *G. pusilla* överhuvudtaget kan existera, eftersom den konsekvent är en sämre konkurrent om värdväxten. För att förklara det mönstret så får man nog ta till någon helt annan förklaring, men det får bli en annan historia.

Sammanfattning

Mina studier hittills visar att angreppsgraden från två bladbaggar (*Galerucella calmariensis*

och *G. pusilla*) och en vivel (*Nanophyes marmoratus*) på fackelblomster påverkas av såväl omgivande vegetation samt av naturliga fiender som angriper framför allt bladbaggarna. I extrema fall kan dessa faktorer förklara mycket stora skillnader i angreppsgrad, som mellan helt kalätna och helt oskadade plantor. Anledningen till att vegetationen minskar angreppet på fackelblomster verkar vara att det är svårare för bladbaggarna att lokalisera sin värdväxt i komplicerade miljöer. Denna effekt motverkas dock av att nyckelpigor, som äter bladbaggarna och därigenom minskar deras täthet, också undviker buskage, samt av att viveln snarare är vanligare inne i buskagen. Detta exempel illustrerar med önskvärd tydlighet att samband i naturen är långt ifrån enkla, och att vi ofta behöver inkludera hela födoväven i studier av arters förekomster i naturen.

Tack

Forskningen som ligger bakom denna artikel har genomförts i samarbete med Jon Ågren (Växtekologiska avdelningen vid Uppsala Universitet), Lars Ericson (Institutionen för Ekologi och Geovetenskap vid Umeå Universitet) och Jan Petterson (Institutionen för Entomologi vid SLU i Uppsala). Texten har förbättrats efter kommentarer från Didrik Vanhoenacker. Finansiellt stöd har erhållits från Vetenskapsrådet samt från Oskar och Lilli Lamms minne.

Litteratur

Andow, D.A. 1991. Vegetational diversity and arthropod population response. – Annu. Rev. Entomol. 36: 561-586.

Bonsall, M.B. & Hassell, M.P. 1998. Population dynamics of apparent competition in a host-parasitoid assemblage. – J. Anim. Ecol. 67: 918-929.

Chaneton, E.J. & Bonsall, M.B. 2000. Enemy-mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. – Oikos 88: 380-394.

Hambäck, P.A., Pettersson, J. & Ericson, L. 2002. Mechanism underlying reduced herbivory on purple loosestrife in shrubby thickets: Is associational resistance species-specific. – Funct. Ecol. 17: 87-93.

Hambäck, P.A., Ågren, J. & Ericson, L. 2000. Associational resistance: insect damage to purple loosestrife reduced in thickets of sweet gale. – Ecology 81: 1784-1794.

Holt, R.D. & Lawton, J.H. 1994. The ecological consequences of shared natural enemies. – Annu. Rev. Ecol. Syst. 25: 495-520.

Pettersson, J., Karunaratne, S., Ahmed, E. & Kumar, V. 1998. The cowpea aphid, *Aphis craccivora*, host plant odours and pheromones. – Entomol. Exp. Appl. 88: 177-184.

Raffa, K.F. 2001. Mixed messages across multiple trophic levels: the ecology of bark beetle chemical communication systems. – Chemoecol. 11: 49-65.

Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleracea*).– Ecol. Monogr. 43: 95-124.

Schmitz, O.J., Hambäck, P.A. & Beckerman, A.P. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants.– Am. Nat. 155: 141-153.

Rapportera Fransk blomvisslare!

För ett forskningsprojekt som studerar Fransk blomvisslares *Pyrgus armoricanus* populationsstruktur och –dynamik samt hotstatus söker jag fynduppgifter om arten, både nya och äldre. Särskilt intressanta är uppgifter från de senaste 10-20 åren, både från de ”kända” Ullstorps- och Benestads-lokalerna i SÖ Skåne, och från andra eventuella lokaler. Även uppgifter om arten eftersökts men inte funnits är intressanta och välkomna!

Tacksam för rapporter är:

Erik Öckinger
Zooekologiska avdelningen, Lunds Universitet
Ekologihuset
223 62 Lund
Tel: 046-2223707 (arb)
Epost: erik.ockinger@zooekol.lu.se